蝶と蛾 *Trans. lepid. Soc. Japan* **53** (2): 83–102, March 2002

キタテハ越冬個体群における縄張り制の存在とその機能について

渡邊　通人
401-0321　山梨県南都留郡鳴沢村大田和 3904 番地の 2

The existence and its function of territorialism in overwintering population of *Polygonia c-aureum* (Linnaeus) (Lepidoptera, Nymphalidae)

Michihito WATANABE

3904-2 Narusawa, Minamitsuru, Yamanashi, 401-0321 Japan

Abstract I have observed territorialism in *Polygonia c-aureum* (Nymphalidae). The outermost area connected with the one minute interval activity loci was treated as the "core area" (individuals staying over five minutes were treated as its owners). The average size of core area has varied from 30–181 m² from late March to early May. The owner of the core area showed four patterns of behaviour, spiralling to the male of same species, courtship behaviours to the female of same species, and short chase or disregard of the other species. The core areas were defended by spirallings against males of the same species, so it is recognizable as "territory" (any defended area; Noble, 1939). Territories were held on sunny days in one season (March to May), in one daily period (12 : 30–15 : 00) and in one environment (sunlit forest edge). So there is a territorialism in overwintering populations of this species. It would be one of the mate-locating tactics.

Key words *Polygonia c-aureum*, core area, courtship behaviours, spiralling, "fishing-pole test", territorialism, mate-locating tactics.

はじめに

過去，蝶類の縄張りについては，その存在に肯定的な見方 (Baker, 1972) と，否定的な見方 (Scott, 1974*a*, 1974*b*) があったが，Davies (1978) の speckled wood (*Pararge aegeria*) の観察で先住効果が認められたことから，一部の種には縄張りをつくる性質があることが認められ始めた．しかし，縄張りの存在が認められた種数はまだ多くなく，1990 年代になって報告が多くなってきている (*Junonia almana*: 関，1971; *Inachis io*, *Polygonia c-aureum*: 渡辺，1977; *Polygonia comma*: Bitzer & Shaw, 1983; *Kaniska canase*: 渡辺，1988; *Heliconius sara*, *H. leucadia*, *Eueides tales*: Benson *et al*., 1989; *Limenitis weidemeyerii*: Rosenberg, 1989; *Callophrys xami*: Cordero & Soberőn, 1990; Cordero, 1997; *Limenitis weidemeyerii*: Rosenberg & Enquist., 1991; *Anartia jatrophae*: Lederhouse *et al*., 1992; *Chlosyne californica*: Alcock, 1994; *Vanessa atalanta*: Bitzer & Shaw, 1995; *Asterocampa leilia*: Rutowski *et al*., 1996; *Pararge aegeria*: Van Dyck *et al*., 1997).

一方，追飛行動・占有行動・縄張りが厳密に区別されていない例も多く，ほとんどは断片的な報告で，縄張りの存在を示唆するものはかなりあるが，縄張りの存在をはっきり示したものはあまりないと同時に，その定義にふれたものも少なかった (福田，1962; 平井，1964; 中尾，1965; 田中，1967; 高橋，1973; 中西，1975; 藤井，1982)．また，縄張りの空間的な広がりを表す面積も重要な要素であるが，これまで縄張りの面積に言及したものは一部でしかなかった (渡辺，1977; Bitzer & Shaw, 1983; 渡辺，1988; 関，1991).

縄張りの定義については様々な解釈があり，一般的には Noble (1939) の "any defended area" が用いられてきた．その後，Wilson (1975) により，"an area occupied more or less exclusively by an animal or

group of animals by means of repulsion through overt defense or advertisement" というより具体的な定義が提案されたが，一般的に受け入れられているとはいえない．筆者は，以前「他個体との何等かの相互作用によって間置きされた空間 (an area spacing out by means of any interaction with others)」と定義した (渡辺，1988) が，この定義に対しては，広く解釈しすぎで，厳密に解釈すると蝶類には縄張りは存在しないのではないかとの意見も出された (田下，1991)．しかし，縄張り形成は特定の種個体群内における機構であって，特定の場所で，特定の時期・時間のみに形成されるものと考えられる．本論文ではキタテハの越冬個体群の調査結果を報告し，より狭義の Noble (1939) の定義 "any defended area" に照らし合わせても縄張りが存在すること，また，その形成時期・時間・機能について論じたい．

本論文中にはコア・エリア (core area) という語が頻出するが，この語はこれまではあまり使われておらず，中には異なった概念で使われていると考えられるもの (Benson *et al*., 1989) も見られるので，過去に個体群構造に関して用いられてきた主な用語を次のように定義し，これに基づいて論議を進めたいと思う．

総行動範囲 (total range): その個体の一生の行動範囲 (the entire area covered by an individual animal in its lifetime: Goin & Goin, 1962; Wilson, 1975)
行動圏 (home range): その個体の通常の行動範囲 (the area that an animal learns throughly habitually patrols: Seton, 1909; Burt, 1943; Wilson, 1975)
コア・エリア (core area). 行動圏内において通常最もよく使う範囲 (the area of heaviest regular use within the home range: Wilson, 1975)
縄張り (territory): 防衛された地域 (any defended area; Noble, 1939)

調査地域

調査は，本州中部地方のほぼ中央に位置する山梨県北巨摩郡明野村長者窪で行った．北東に位置する茅ヶ岳に向かって南西からほぼ平行に延びる2本の尾根に囲まれ，南西に向かって緩やかに傾斜した平坦な耕作地帯の一角であった (標高約700 m) (Fig. 1)．便宜上Ia地区と呼んだ主調査地は，北と東側を高さ20-25 mのクヌギを主とした広葉樹林で囲まれた休耕地で，東側の林縁にはニセアカシアが生育しており，この林に沿って幅2 m程の山道が走っていた．また，西側には高さ3-5 mの桑畑が，南側には高さ15-20 mの赤松林が位置しており，周囲を林に囲まれたオープンな環境であった．面積は，耕作地部分が約1,030 m^2，山道の部分が約130 m^2 であった．1988年当時，北側の耕作地にはダイコンが栽培されていたが (Fig. 2左; 1988年時の環境)，翌年から放置され，カナムグラなどを含む草本が繁茂するようになった．南半分はすでに休耕地となって数年が経過していたので，ムラサキケマンなどがパッチ状に繁茂していたが，その後植生遷移が進みススキも生育するようになり，ニセアカシアなどの低木も混じって疎林的環境になりつつあった (Fig. 2右; 1994年時の環境)．約17 km南東にある甲府気象台の場合，月平均気温の平年値 (1961-1990年) は最寒月が2.0°C，最暖月が25.9°Cであり，年間降水量の平年値は1,055 mmであった (国立天文台 (編)，1997)．1995年から1999年の現地調査時に，車載温度計で計測した調査地での気温 (3-5月) は9-26°Cで，平均的に甲府市内より約2°C低かった．

調査方法

Ia地区では1988年以降1999年まで調査を継続したが，今回は1994年までの7年間の調査結果について報告する．調査期間はTable 1の通りで，1988年4月14日から1994年5月8日まで計38回，81時間7分の調査を行った．しかし，曇りの日や風が強かったり，気温が低いといった天候の日にはコア・エリアが形成されなかったので，天気が晴れでコア・エリアの形成が確認された1988年4月14日，1989年4月9日，1990年4月1日，1991年3月26日，4月14日，4月21日，5月6日，1992年3月31日，5月3日，1993年4月18日の，3月下旬から5月上旬の各旬間2日にあたる計10日間 (32時間49分; Table 1の◎) を選び，その結果を統計処理に使用した．これ以外に，Ia地区に隣接する地域 (Ib地区・II地区と呼んだ) でも調査を行ったが，ここでは，この10日間のIa地区における調査結果を中心に記述し，他地域の結果は補足的に用いた．
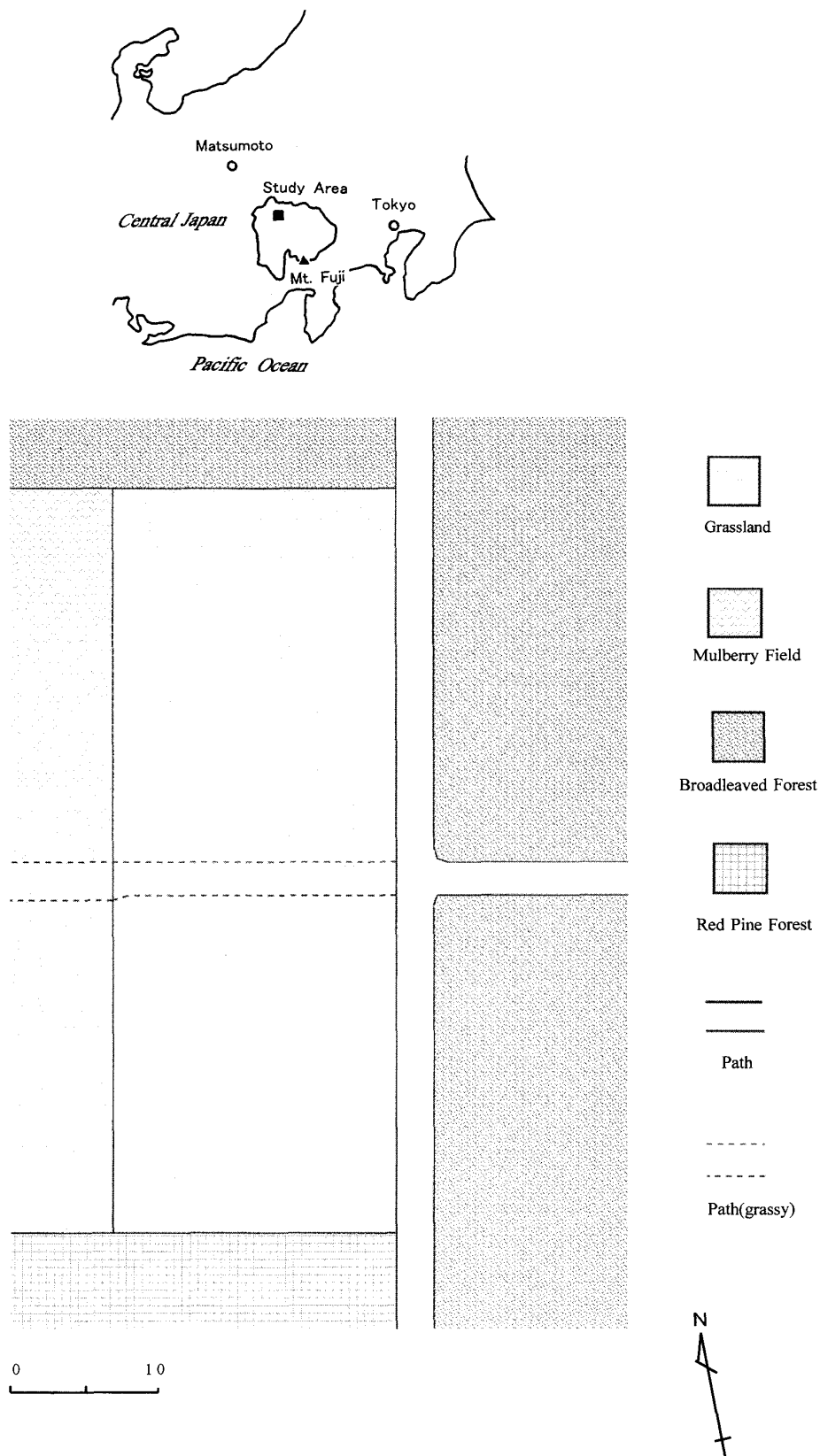
Fig. 1. Study area.

Table 1. Study period.

	date	start	finish	pure time
◎	14-Apr-88	12 : 19	15 : 08	02 : 49
	02-Apr-89	14 : 06	15 : 01	00 : 55
◎	09-Apr-89	12 : 08	15 : 16	03 : 08
	16-Apr-89	13 : 14	15 : 00	01 : 46
	28-May-89	14 : 10	16 : 05	01 : 55
	11-Mar-90	12 : 20	13 : 40	01 : 20
	25-Mar-90	12 : 15	14 : 00	01 : 45
	26-Mar-90	12 : 00	13 : 10	01 : 10
◎	01-Apr-90	10 : 10	15 : 10	05 : 00
	15-Apr-90	10 : 40	14 : 36	03 : 56
	30-Apr-90	11 : 00	15 : 15	04 : 15
	03-May-90	11 : 33	15 : 15	03 : 42
	06-May-90	10 : 20	16 : 15	05 : 55
	11-Mar-91	12 : 22	14 : 12	01 : 50
◎	26-Mar-91	12 : 18	14 : 20	02 : 02
	30-Mar-91	11 : 30	12 : 45	01 : 15
◎	14-Apr-91	12 : 08	15 : 35	03 : 27
◎	21-Apr-91	11 : 34	15 : 00	03 : 26
	03-May-91	13 : 00	15 : 00	02 : 00
◎	06-May-91	11 : 32	15 : 18	03 : 46
	26-May-91	12 : 00	15 : 00	03 : 00
	01-Mar-92	11 : 40	12 : 20	00 : 40
	28-Mar-92	12 : 27	14 : 00	01 : 33
◎	31-Mar-92	12 : 15	15 : 15	03 : 00
	12-Apr-92	12 : 35	14 : 00	01 : 25
◎	03-May-92	12 : 20	16 : 00	03 : 40
	31-May-92	12 : 30	13 : 42	01 : 12
	14-Feb-93	12 : 00	12 : 30	00 : 30
	13-Mar-93	12 : 00	13 : 00	01 : 00
	27-Mar-93	13 : 50	15 : 00	01 : 10
	10-Apr-93	14 : 25	15 : 05	00 : 40
◎	18-Apr-93	13 : 09	15 : 40	02 : 31
	03-May-93	13 : 00	14 : 45	01 : 45
	27-Mar-94	12 : 40	13 : 12	00 : 32
	30-Mar-94	12 : 13	13 : 20	01 : 07
	10-Apr-94	13 : 15	14 : 03	00 : 48
	01-May-94	13 : 10	13 : 52	00 : 42
	08-May-94	13 : 20	13 : 50	00 : 30
	Total	81 hour		7 minutes

個体識別は，1988年には捕獲による影響がないように，写真撮影のみによって斑紋や翅の形状の違いによって区別した．しかし，この方法では細かな区別が出来ない場合もあったので，翌年から次のマーキング法も併用した．個体を発見した後しばらく観察し，コア・エリアの形成が確認されたら捕虫網で捕獲し，油性のペイントマーカーで標識した後，捕虫網あるいはバッグの中に入れ，できるだけ刺激しないように放してその後の行動を観察した．捕虫網あるいはバッグに入れて暫くしてから放したのは，そのまま手から放すとそこから逃避しようとする個体もあったので，暫く興奮状態を抑えるためであった．定着性が強かった個体の場合は，マーキングした個体を，一旦捕虫網に戻し，ゆっくりと自分で飛び立てるようにしてやってもバッグに入れた場合と同じように，そのまま元のコア・エリアに戻るか，暫く近くで休止した後コア・エリアに戻ったので，マーキングによる影響は最小限に抑えられたと考えられる．マーキング法としては，当初，前後翅の裏面へ油性のペイントマーカーで付けた緑や赤の点の位置と数で区別していた (例えば，前緑 3: 前翅裏面に緑色の点が3個の個体) が，1991年からは後翅あるいは前翅の裏面に直接ローマ数字を記入して区別した (例えば，赤 1; 赤色の No. 1 の個体)．裏面に記入したのは，静止する時には翅を閉じて止まる場合がほとんどであったからである．また，捕獲日が確認しやすいように，日によって違う色を使うようにした．

さらに，マーキングによる影響を見るために，コア・エリアの確認された41個体の中で18個体はマーキングせず，写真やビデオ撮影によって個体の判別や行動の記録を行った．また，3個体は前半マークせずに観察し，後半にマークした後観察を継続した．特に，螺旋飛翔 (spiralling) は非常に速いスピードで行われ肉眼では細部が観察できないことも多かったため，この行動も含めコア・エリア内での主な行動は，1990年よりビデオカメラを併用し，4,000分の1秒から10,000分の1秒のシャッタースピードでビデオテープに記録した．

飛翔スピードの計測は，記録しておいたビデオテープの映像を再生しながら，それぞれの行動パターンの最初の時点とそれが終了した時点の時間差をストップウォッチで計測し，その移動した2点間の直線距離を，映像内で確認された道路の幅や長さ，周囲の樹木の高さと比較しながら測定し，時速 (km/h) を算出した．最初，ビデオテープに記録された時刻から移動した2点間の時間を測定してストップウォッチでの計測結果と比較したがほとんど誤差がなかったので，ストップウォッチで計測した時間を使用した．また，このようにして算出した行動パターンによる飛翔スピードが有意に違うかどうかを，T検定によって統計的に検定した．

キタテハの雌雄の判別は，腹端の交尾器の形で行った結果，裏面の模様，特に後翅裏面の基部の色がはっきり違う事がわかったので，この後翅裏面の基部の色によって雌雄を判別した．すなわち，その部分の色が黄色味が強いのが雄で，褐色味が強いのが雌であった．

また，行動観察と並行して，Tinbergen が1942年にハイイロジャノメチョウ (*Eumenis semele*) の配偶行動の触発刺激を調べるために行った実験 (1 m の長さの糸を 1 m の長さの細い棒にとりつけ，その先端にモデルをつけて雄に近づけるという実験; 日高•羽田 (1982)) にヒントを得，長さ 2 m の黒色の釣り竿の最先端に 1 m の黒糸を付け，その下に次の5種類 (9通り) のモデルを垂らし，コア・エリア形成個体に静かに近づけ，水平または垂直の方向に動かしてその反応をみる「釣り竿実験」を行った．モデルとしては，等身大に切り抜いたケント紙にクレヨンで現物に近い色と模様を描いた紙-クレヨンモデル (A; Fig. 3A1, A2, B; Fig. 3B1, B2)，等身大に切り抜いたケント紙にサインペンで現物に近い色と模様を描いた紙-サインペンモデル (Fig. 3C1, C2)，プラスチックの板を等身大に切り抜きサインペンで現物に近い模様を描いたプラ板モデル (茶色; Fig. 3D1, D2，紫色)，模様を描かず色紙を等身大に切り抜いただけの色紙モデル (黄緑; Fig. 3E1, E2，黄; Fig. 3F1, F2) を用いた．また，別の地区で捕獲してきた実物を糸で吊した実物モデル (雄・雌; Fig. 4) でも実験を行った．

結　果

a.　コア・エリア形成個体の行動パターン

キタテハの越冬個体は3月中旬頃気温が約10°Cになると活動を開始し，ほとんど15°Cを超えていた4月以降の晴れた日には活動が活発になった．Ia 地区以外の地域では，ほとんどの個体は移動と静止とを交互に繰り返していた．一部には，狭い範囲に定着しようとした個体もみられたが，それらも2, 3分後には移動してしまった．そこで，一定の範囲内に5分以上定着していた個体をコア・エリア形成

Fig. 2. The environment of the study area. Southern view in April 1988 (left) and northern view in May 1994 (right).
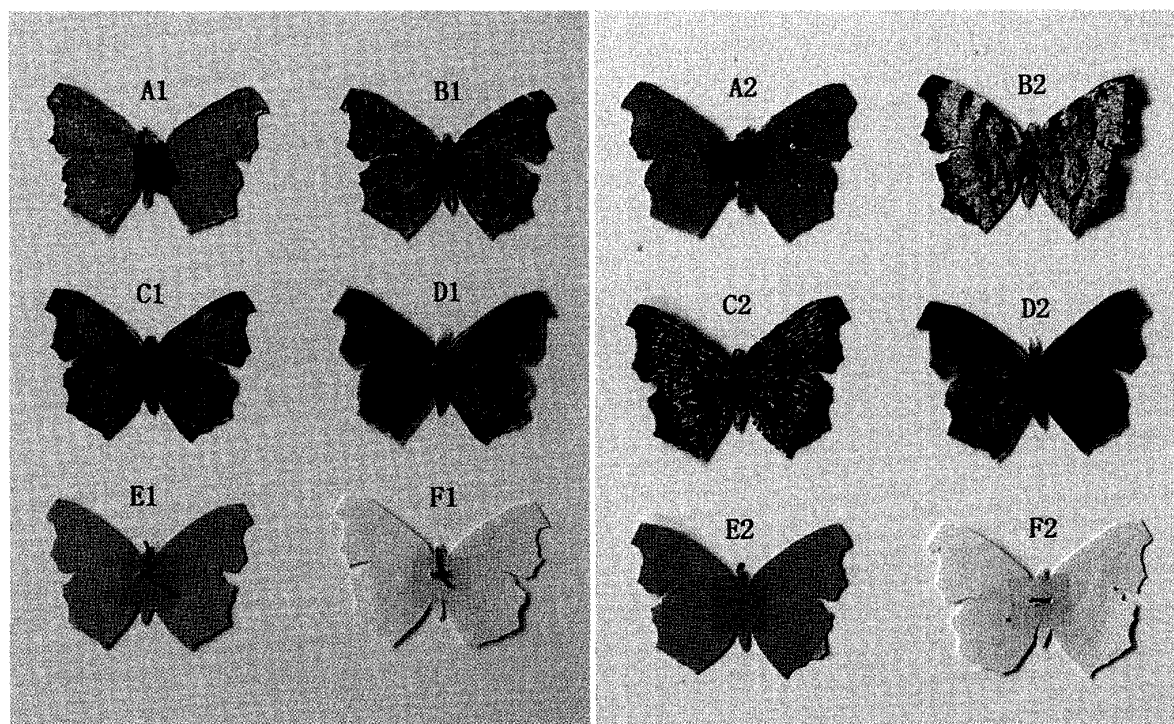
Fig. 3. Upper side (A1–F1) and under side (A2–F2 right) of artificial models used in "fishing-pole test". A: Crayon-A; B: Crayon-B; C: Sign-pen; D: Plastic sheet (brown); E: Coloured paper (yellowish green); F: Coloured paper (yellow).

個体 (以後形成個体と呼ぶ) として扱った．5分を基準としたのは，これ以上の時間滞在していた個体の場合は，マークしても再び元の場所かその近くに静止したが，それより短い個体の場合はマークすると遠くに飛んでいってしまったからである．

形成個体は，確認された41例すべてが雄で，コア・エリア内におけるほとんどの時間は静止していて，時々コア・エリア内で自発的な移動を繰り返していたが，時折り現れる侵入個体に対して次のI–IVの定型的な反応を示した (Fig. 5)．また，形成個体が示したこの4パターンの行動の相手の種名と例数を示したのがTable 2である．

I (螺旋飛翔; spiralling): 形成個体が侵入個体に近づくと (①)，侵入個体が垂直に上昇飛翔するので，形成個体も螺旋状に急激に上昇してお互いに下になろうとし (②)，10–25 m 上がった所で水平の追飛状態になり (③)，後ろで追いかけていた方が戻って来た (④)．時にはお互いの翅がぶつかり合う程

Fig. 4. Live models used in "fishing-pole test". Live female (left) and live male (right).

激しく行われることもあり,「バサ•バサ」という衝突音が聞こえることもあった. 112例の相手は, 全てキタテハの雄で, 全観察例数の56%の高頻度で行われていた.

II (求愛行動; courtship behaviours): 形成個体が侵入個体に接近した時 (①), 侵入個体が水平にゆっくり飛翔すると, 形成個体は侵入個体の10-20 cm後ろで羽ばたきながらゆっくりと追飛する求愛飛翔A (⑤; courtship flight A: Fig. 6左) を示した. さらに, 侵入個体がそこから離れようとすると, 後ろから10- 20 cmの間隔を保ってそのままずっと追って行く求愛飛翔B (⑥; courtship flight B) を示した. その後, 侵入個体が着地して静止すると求愛姿勢 (⑦; courtship postureと呼んだ: Fig. 6右) を示した. 求愛姿勢とは, 静止している個体 (翅を閉じている場合と開いている場合があった) の後翅裏面中央に向かって, 求愛飛翔で追っていった個体が頭部を近づけ, 後翅あるいは腹部を包んでいる後翅の一部分を触角で叩いたり脚でひっかいたりする行動である. Ia地区では5例しか観察されず全体の2.5%の頻度しかなかったが, その他の地区を含めて確認できた17例では, 全てキタテハの雄がキタテハの雌に対して行っていた. また, 別に観察した夏型の場合にも全く同じ型の行動が観察された.

III (軽い追飛: short chase): 形成個体は侵入個体に接近した後 (①), 軽く1-数m追飛して (⑧), すぐに戻ってきた. 相手がシータテハ, クジャクチョウといった同科の近縁種の個体の場合は追飛距離も長く, 特に同じ環境に定着しようとしていたクジャクチョウの場合は, キタテハが追うとクジャクチョウに逆に追われ戻ってくる場合や, 更に再びキタテハが追飛して戻ってくる場合も確認されたが, 前述の螺旋飛翔に発展することはなかった. 相手が暗色系でも, テングチョウやミヤマセセリの場合は軽く追ってすぐ戻ってきた. また, 明色系のスジグロシロチョウやウスバシロチョウ等を軽く追うこともあったが, 暗色系の個体を追う事の方が多かった (78%). いずれの場合も, この前後に前述の螺旋飛翔や求愛行動は全く観察されなかった.

IV (無視: disregard): 形成個体は, 接近はするが (①), 追飛を行わずに無視するかのようにすぐに戻ってきた (⑨). 相手はシータテハやクジャクチョウのような近縁の暗色系の種の場合も30%を占めていたが, 大部分はシロチョウ科を中心とした明色系の種であった. この行動の前後にも前述の螺旋飛翔や求愛行動は全く観察されなかった.

b. コア・エリアの構造

ここでは, コア・エリアの範囲を特定し, 面積も含め統計処理に使えるように活動点の概念 (activity loci; Dice & Clark, 1952) に基づいて, 1分間隔での活動点の最外側を結んだ範囲をコア・エリアの範囲と考えた. Fig. 7は, 主調査地であるIa地区で, 抽出した10日間に形成されていた41個体のコア・エリアの場所を表したものである. 図からもわかるように, 3月下旬は山道沿いの限られた狭い範囲のみであったが, 4月上旬から周囲に徐々に広がり, 4月中旬に最も広くなり, 5月上旬にかけてやや狭まる傾向があった. 時期や個体によって面積に変化がみられたが, 右側の山道沿いの部分がいつも中心として利用されていた.

Fig. 8は, 1988年4月14日の12:18-12:54まで37分間定着していたA個体, 13:44-14:56の73分
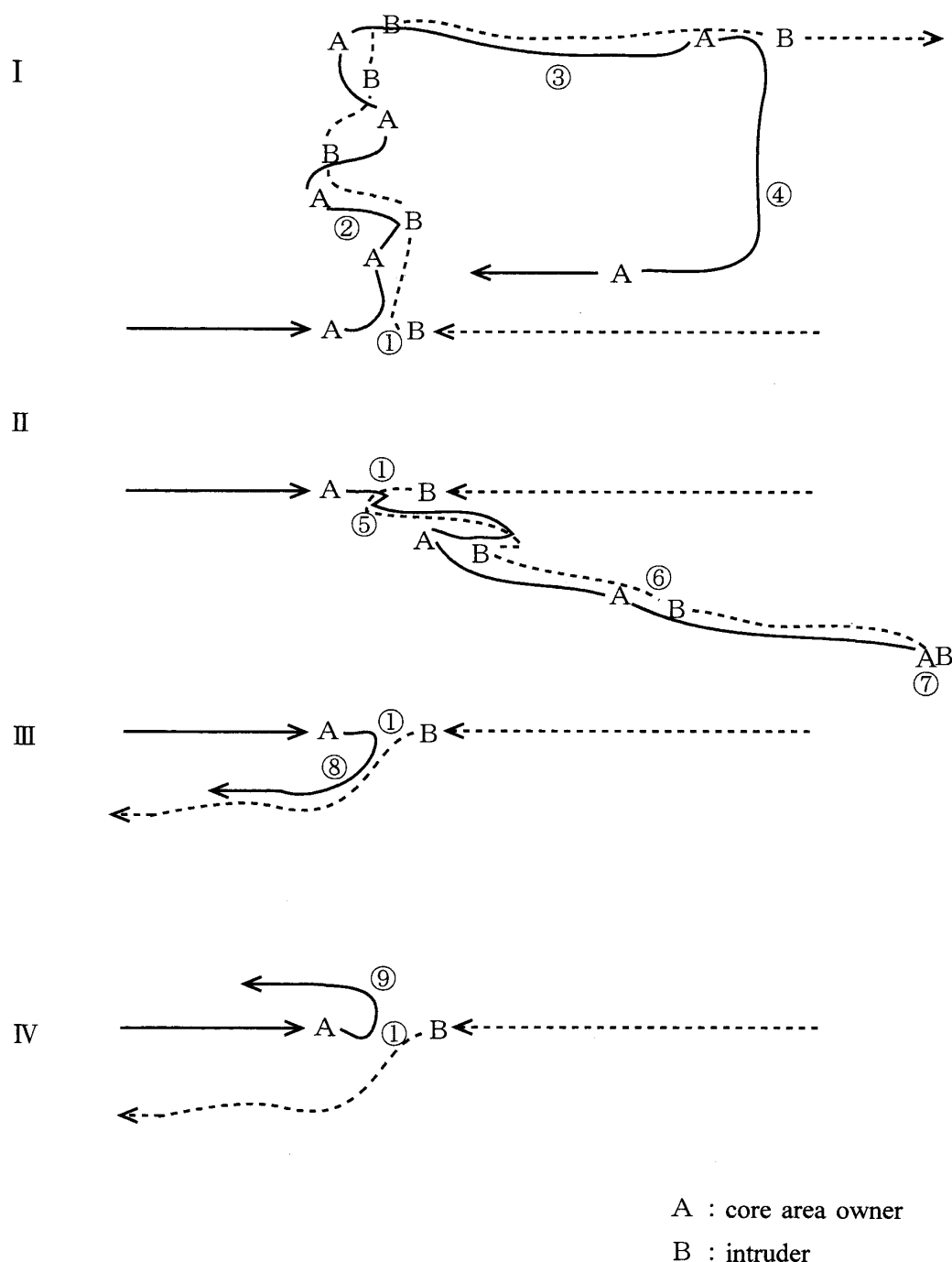
Fig. 5.　Four flight patterns of owner in response to intruder in core area.

間定着していたK個体，14:19-15:05の47分間定着していたM個体の，Fig. 9は1992年5月3日の12:48-13:33 (点で塗りつぶした部分) と14:08-14:47 (斜線で塗りつぶした部分) に2個のコア・エリアを形成したB個体の，1分間隔の活動点の分布 (円の大きさで活動点数の大小を示した)，コア・エリアの範囲 (点あるいは斜線部分)，螺旋飛翔の起こった場所 (星印)，螺旋飛翔の後に追飛していた形成個体が戻った範囲 (実線の範囲) 等を示したものである．いずれの個体の場合も，山道沿いに静止している時間が長かったので活動点もそこに集中し，そこから飛び立って螺旋飛翔を行っていたので，周囲にコア・エリアの範囲が広がっていた．図に実線で示した螺旋飛翔の後に形成個体が戻った範囲は，コア・エリアの1.6倍から3.4倍の広さで左側のオープンな環境の方に広がっていた．いずれの個体の場合も，ほぼコア・エリアに近い範囲で螺旋飛翔が行われ，その約1.6倍から3.4倍の

Table 2. Numbers of behavioural pattern (I–IV) against the intruders in core area.

intruders		behavioural pattern of owners			
familly	species	I	II	III	IV
Nymphalidae	*Polygonia c-aureum c-aureum*	112	5	0	0
	Polygonia c-album hamigera	0	0	4	2
	Inachis io geisha	0	0	9	1
	Kaniska canace nojaponicum	0	0	0	2
Libytheidae	*Libythea celtis celtoides*	0	0	1	0
Hesperiidae	*Erynnis montana*	0	0	3	1
Lycaenidae	*Rapala arata*	0	0	0	1
	Lycaena phlaeas daimio	0	0	0	2
	Celastrina argiolus ladonides	0	0	1	9
Pieridae	*Gonepteryx rhamni maxima*	0	0	0	4
	Gonepteryx aspasia niphonica	0	0	0	9
	Colias erate poliographa	0	0	0	3
	Eurema hecabe	0	0	0	1
	Anthocharis scolymus	0	0	0	6
	Pieris melete melete	0	0	2	2
	Pieris rapae crucivora	0	0	0	2
	Pieris sp.	0	0	2	10
Papilionidae	*Parnassius citrinarius*	0	0	1	6
	total	112	5	23	61

範囲まで侵入個体を追っていたといえよう.

ところで，B 個体の場合，14 時 48 分になると，ここまでの活動とは異なり，コア・エリアをはなれて急に広い範囲を飛翔し始め，一旦，薮の中に入ったが (点状四角印の場所)，再び薮から抜け出し，ゆっくりと広い範囲を飛翔したり，短時間静止する事を繰り返していた (Fig. 9 の破線で囲まれた範囲). 最終的には，Ia 地区北側の耕作地の縁にある薮の中に入って静止したまま動かなくなり (Fig. 9 の網状四角印の場所 (14:57))，そのまま就眠したとみられた (16:00 まで動かず) ので，この行動は就眠前の活動と考えることができる.

コア・エリア形成時の行動は，他地区を含めた地域で頻繁に観察された移動を主とした活動や，B 個体に見られた就眠前の活動と明らかに異なり，狭い範囲に長時間留まり，静止を中心にして時々旋回飛翔や螺旋飛翔・求愛行動を行っていたといえる. また，コア・エリア内での吸蜜活動は，侵入個体が山道沿いのタンポポで吸蜜した例が数例観察されたにもかかわらず，コア・エリア形成個体には全く観察されなかった.

c.　コア・エリア 及び螺旋飛翔の時間的・時期的変化

Fig. 10 は，10 日間に観察された形成個体 41 個体が，コア・エリアを形成していた時間と，螺旋飛翔を行った時間を 10 分間毎でまとめたもので，形成個体数を折れ線グラフで，螺旋飛翔回数を棒グラフで示した. これから，コア・エリアの形成個体数は，14 時頃一時下がるものの，13 時 20 分頃と 14 時 20 分頃がピークになっており，コア・エリアはほぼ 12 時 20 分過ぎから 15 時にかけての時間帯に形成されていたといえよう.

螺旋飛翔の回数は，13 時 20 分をピークとしてその前後がやや多く，他の時間帯は大きな変化はみら
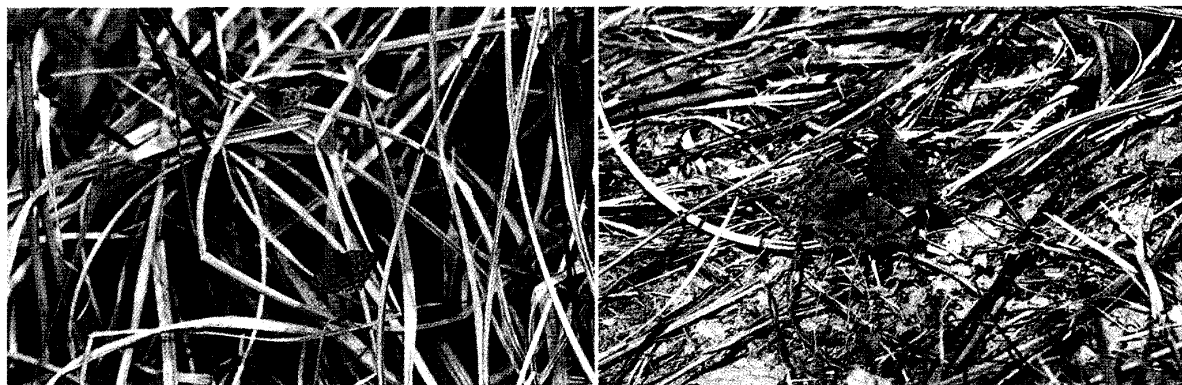
Fig. 6.　Courtship flight A (left) and courtship posture (right).

れなかった．螺旋飛翔のピークは，13 時 20 分頃の形成個体数の最初のピークと一致している．しかし，形成個体数の最大のピークを迎えた 14 時 20 分前後には，特に大きなピークはみられず，形成個体数が増加していった形成時間帯の前半のみにピークがあった．つまり，コア・エリアを形成し始めた時間帯に螺旋飛翔が集中して起こっていた．

Fig. 11 は，各形成個体のコア・エリア面積およびコア・エリアへの定着時間の平均値の時期的変化を示したものである．面積は，3 月下旬には 30 m^2 弱だったのが，4 月上旬には 42 m^2 に増え，さらに 4 月中旬には 94 m^2 と倍以上に増加していた．4 月下旬には一旦 52 m^2 まで減少したが，再び増加し 5 月上旬には 181 m^2 と 4 月中旬の 2 倍程の最大値になっていた．定着時間の平均値は，3 月下旬には 10 分程度で短かったものが，4 月上旬には約 44 分まで急激に増加し，中旬には一旦 22 分過ぎまで減少したものの，以後 5 月上旬の最大値 46 分まで増加していた．

d.　釣り竿実験

Tinbergen (1942) が，ハイイロジャノメチョウ (*Eumenis semele*) は距離感覚を持っていること，モデルの大きさは接近距離に関連していることを示唆したので，今回のモデルの大きさは等倍の原色図鑑に掲載されていた個体と同じもので，材質と色を変えて実験を行った．次の 1-4 の人工モデルは，いずれも平面的な模型であったが，釣り糸で引っ張ることによってクルクルと回転し，はばたいているのと同じような反応を起こさせることが出来た．垂直に素早く上げると素早くついてきて，水平にゆっくりと動かすとその動きに合わせてゆっくりついてきた．水平に動かす場合は速すぎるとすぐあきらめて戻ってしまった．いずれも数回繰り返すと反応しなくなることが多かったが，しばらく時間をおくと再び反応を示した．

「釣り竿実験」の結果を示したのが Table 3 である．

1.　紙-クレヨンモデル: 最初に，ケント紙にクレヨンで実物に似せて描いたモデル A を作ったが，これに最も良く反応した (平均 64%)．次の年にはより実物に近い色のモデル B を作った．これにはモデル A ほど反応しなかった (37%) が，人工モデルの中では 2 番目に高い反応率であった．

2.　紙-サインペンモデル: 上記のモデルと同じケント紙にサインペンで色をつけたものである．外見的には紙-クレヨンモデルとあまり変わらないように見え，同じようにしてみたが近づいて確認し少し追いかける程度で，反応率の平均も 12% であった．

3.　プラ板モデル: 人間にとっては色彩を持った模型に見えると思って実験してみたが，反応は弱く全く反応しない日と若干反応した (17%) 日が見られた．1992 年 5 月 3 日の場合，近づけ過ぎて占有個体に接触する位でも反応せず，接触させると飛び立ってしまった．

4.　色紙モデル (黄緑・黄): 黄緑モデルの場合は，近づいたがすぐ逃げるように離れてしまった．黄色モデルの場合は，かなり反応したが (36%), 反応時間は短く，確認のために追飛するといった感じで 2, 3 回続けると反応しなくなり，しつこく続けると逃げるように飛び立ってしまった．

5.　実物モデル (雄・雌): 雄モデルの場合は，飛翔させている間は上昇しようと飛んだため，形成個体
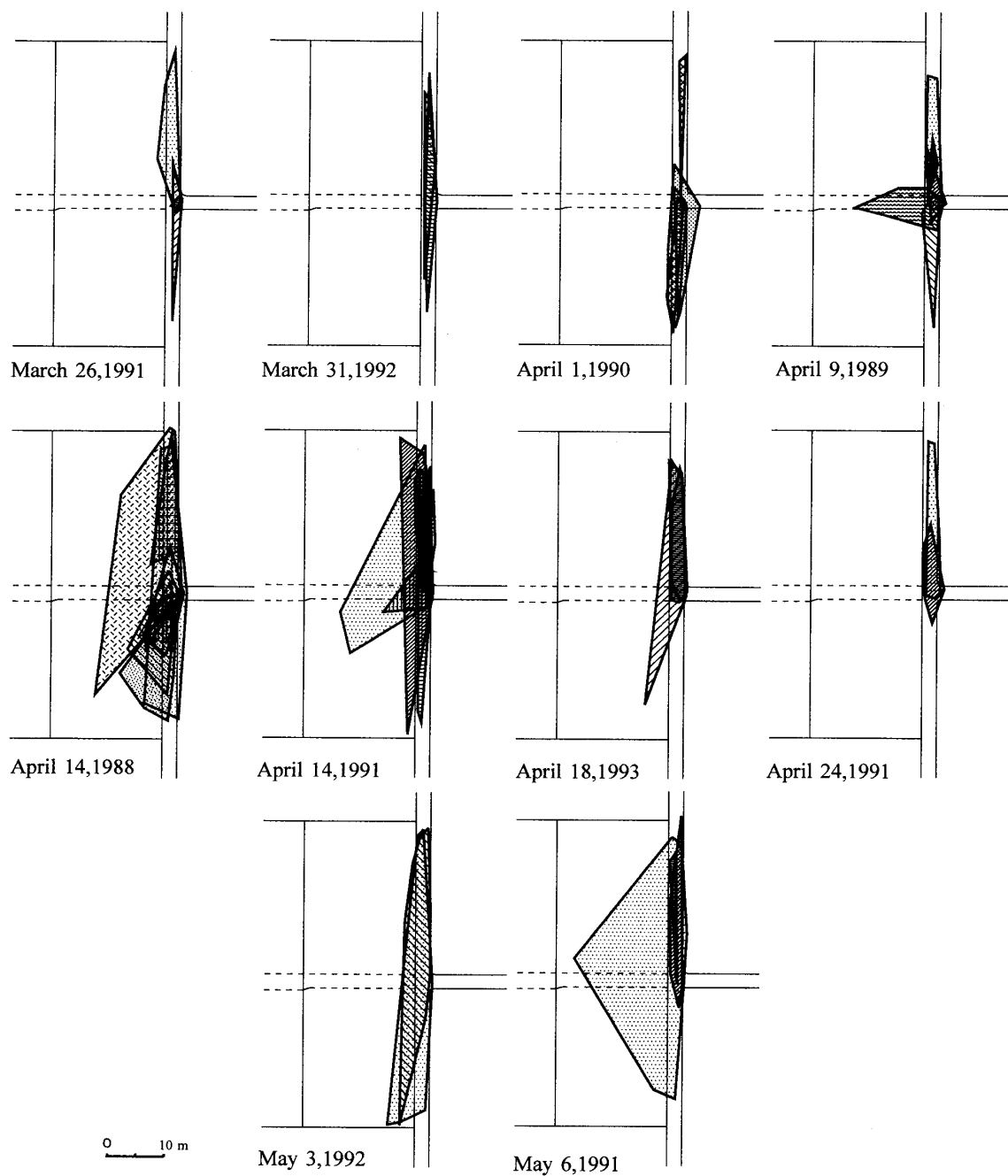
Fig. 7. Distribution and seasonal change of core areas from March to May.

も激しく追いかけ螺旋状に追うこともあった．雌モデルの場合は，ゆっくり飛翔させようとしたため，占有雄もゆっくり追いかけ，求愛飛翔Aと同じように少し離れて追いかける行動も観察された．いずれも飛翔している間には100%反応が見られたが，すぐにモデルの個体が飛翔を止めてしまったため，モデルがはばたかなくなると反応しなくなり元に戻ってきた．雄モデルでは数秒位，雌モデルでも10秒位しか飛翔しなかった．また，短時間の後に繰り返すと反応しなくなった．実物モデルは飛ばなくなると翅を閉じ糸でぶら下がった状態になるので，そのまま形成個体に近づけてみたが反応せず，接する位に近づけても全く反応しなかった．また，試しに地表に雌モデルを翅を閉じた状態で静止させておき，そのすぐ後ろに雄モデルを静止させてみたが，雄モデルは翅を開閉させただけで雌モデルに対して何の反応も示さなかった (Fig. 4).
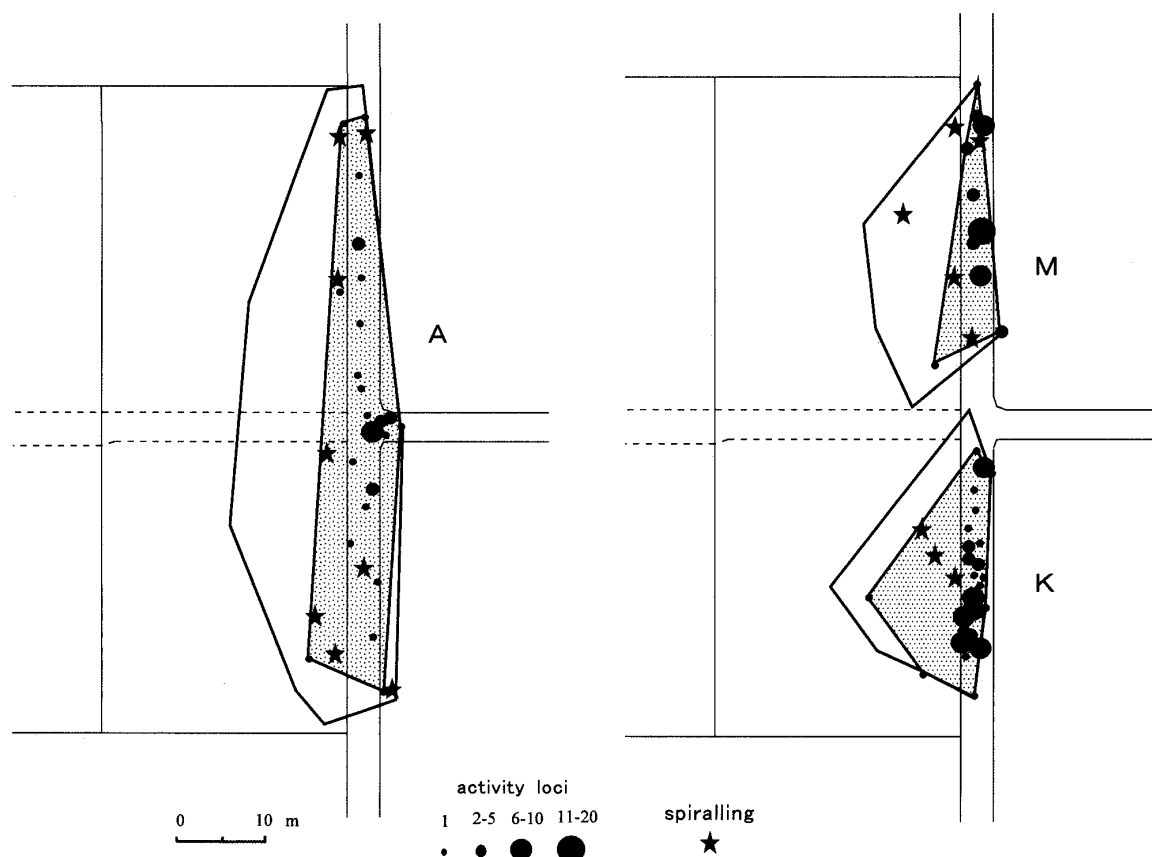
Fig. 8. Distribution of activity loci, spiralling points, core area (dotted area) of males "A", "K" and "M" on April 14, 1988. Outermost straight line indicates the boundary of returned points of owner after the chases.

e. コア・エリア形成個体の飛翔速度

コア・エリア内における通常の移動・螺旋飛翔 (spiralling: パターンIの②), 求愛飛翔A (courtship flight A: パターンIIの⑤), 求愛飛翔B (courtship flight B: パターンIIの⑥), 釣り竿実験で垂直に動かして反応した時 (vertical trial), 水平に動かして反応した時 (horizontal trial) における形成個体の飛翔速度の平均と68% (m±σ), 95% (m±2σ) の信頼限界を示したものが Fig. 12 である. 図からもわかるように, 螺旋飛翔における飛翔スピードは, 形成個体のコア・エリア内での通常の移動スピードに比べ明らかに速かった. その値は 13.8-74.6 km/h と幅があったが, 平均速度は 31.7 km/h と通常の飛翔スピードの平均 13.2 km/h の2倍以上あり, 明らかに有意な差があった ($T_0=5.6$, $\nu=53$, $P<0.001$). 一方, 形成雄が雌をみつけて短距離の求愛飛翔Aを行った時のスピード (courtship flight A) は平均 6.8 km/h であり, 有意に遅かった ($T_0=4.2$, $\nu=40$, $P<0.001$) が, その後コア・エリアから離れて雌の後を追って飛翔していった時のスピード (courtship flight B) は, 平均 15.6 km/h で通常の移動スピードと有意差がなかった ($T_0=0.9$, $\nu=36$, $0.4>P>0.3$).

釣り竿実験で人工モデルを静止している形成個体の前で, 垂直に持ち上げ形成個体が反応した場合 (vertical trial) のスピードは平均 10.3 km/h で, 通常の移動スピードと比べ若干遅い ($T_0=1.8$, $\nu=42$, $0.1>P>0.05$) 程度であるが, モデルを水平に動かして形成個体が反応した場合 (horizontal trial) の飛翔速度は平均 5.8 km/h で, 通常の移動スピードに比べ有意に遅く ($T_0=5.1$, $\nu=41$, $P<0.001$), courtship flight A の飛翔スピードとほぼ同じであった ($T_0=0.7$, $\nu=21$, $0.5>P>0.4$).
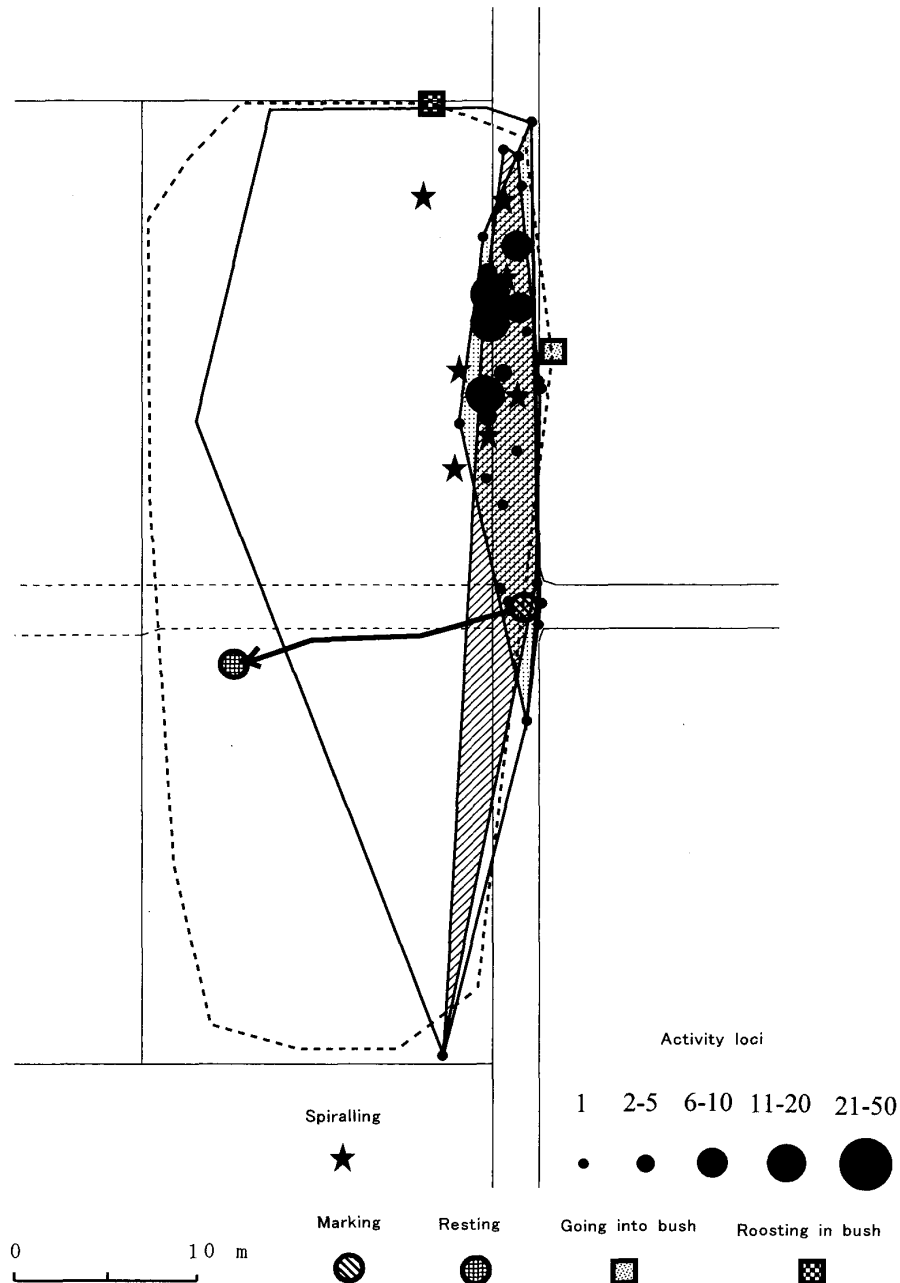
Fig. 9. Activities in two core areas (dotted and shaded areas) established by male "B" on May 3, 1992. Outermost straight line indicates the boundary of returned points of owner after the chases, and outermost broken line indicates the boundary of the activity area before roosting.

考　察

a. 縄張り制の存在

蝶類における縄張りの存在に異議を唱えた Scott (1974*a*, *b*) は，「蝶類においては防衛の意志が欠けている．何人かの著者によって記述された perching のいわゆる防衛機能は，静止雄の"探雌反応"そして通過雄の"捕食者回避反応"として説明出来る」とし，(1) 雄の防衛空間は毎日変化する，(2) 雄は他の雌雄をすぐに判別できない，(3) 雄はその範囲から意図的に他の雄を追い払わないの 3 点から縄張りは存在しないと主張した．Suzuki (1976) もベニシジミ *Lycaena phlaeas daimio* の観察で，螺旋飛
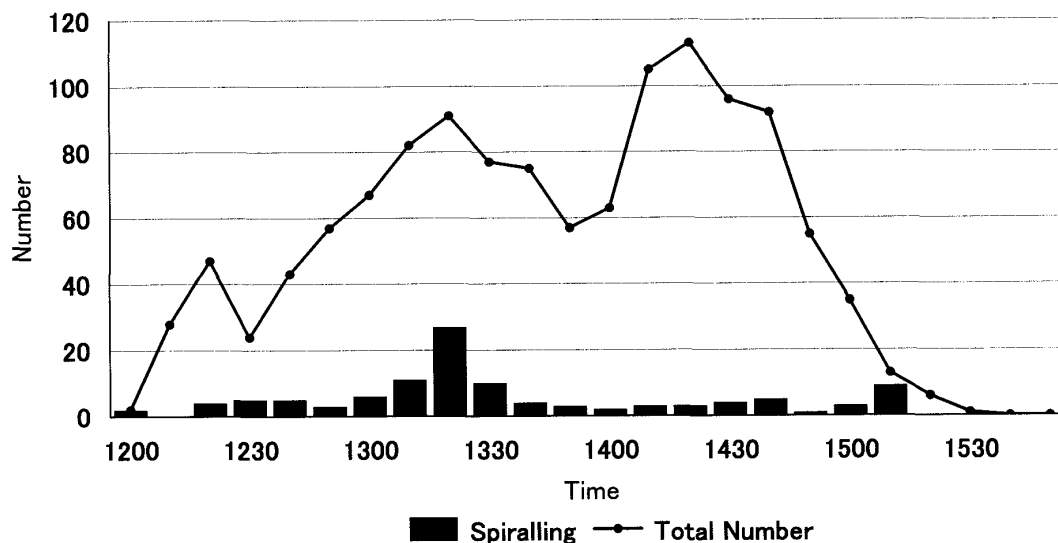
Fig. 10. Hourly change over 10 days of total number of owners and spirallings at 10 minute intervals.
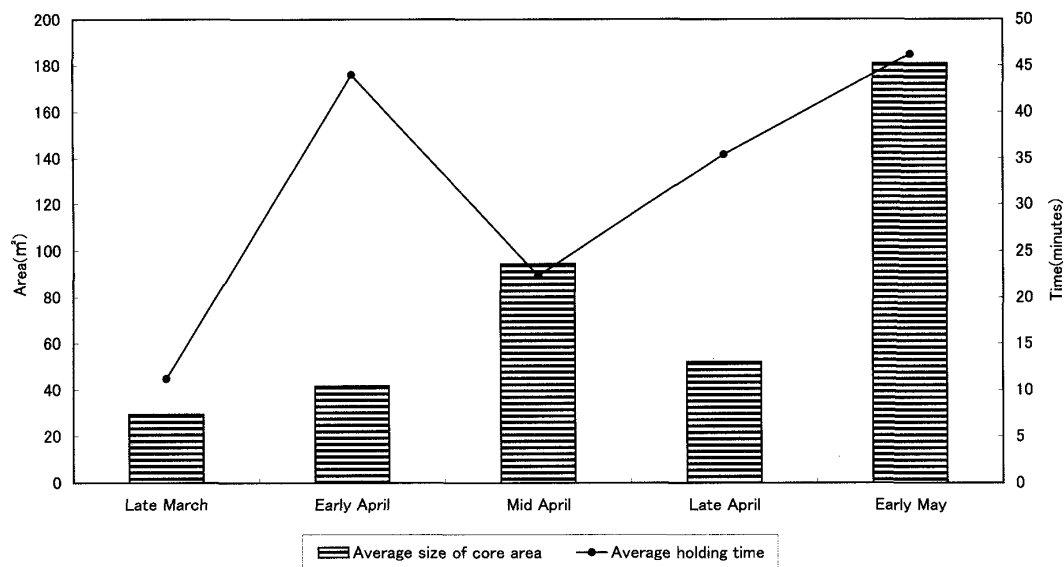
Fig. 11. Seasonal change of average size of core areas and average holding time.

翔はお互いに相手を雌と間違えたことによっておこると考えられるので縄張りではないとし，田下 (1991) もアオバセセリの追飛が雌雄の確認のために行われていると考え縄張りではないとした．

一方，Davies (1978) は *Pararge aegeria* の観察で，雄は日溜まりにやってくるすべての物体を追い (579 例)，相手が他のチョウや昆虫の場合は確かめるか無視するだけだが (101 例)，同種の雄の場合は spiral flight を行い (384 例)，同種の雌の場合は求愛行動を行った (94 例) ことを報告した．そして，spiral flight が縄張り防衛行動であると考えられ，210 例以上の spiral flight で占有者が侵入者に対して常に勝ったという．そして，このように先住効果が認められたことから，一般的にこの種に縄張りの存在が認められた．また，Fitzpatrick & Wellington (1983) は，Scott (1974*a*, *b*) の説に対して，Baker (1972), Lederhouse (1982), Wellington (1974) の観察から，(1) 毎日新しい縄張りを形成することは一生 1 つの縄張りを維持するより移動している雌と遭遇する方法としてより効果的であるし，21 日間あるいは 24 日以上同じ縄張りを防衛していた例もあること，(2) 少なくとも蝶類においては雄が雄に交尾を試みたという記録がないことから，蝶類における性の判別は充分行われていると考えられること，(3) 侵入者が同種の雄かその他の昆虫かがわかった時に干渉行動は終わらないことの 3 点から，蝶類

Table 3. Response rates by the owners to the models in the "fishing-pole test".

model name	91/03/26	91/04/14	91/04/24	91/05/06	92/05/03	93/04/18	average
crayon-A	73% (22)		34% (38)	56% (40)		100% (32)	64% (132)
crayon-B						37% (59)	37% (59)
sign-pen					23% (13)	7% (29)	12% (42)
plastic sheet (brown)					0% (13)	17% (24)	11% (37)
plastic sheet (violet)					0% (5)		0% (5)
colored paper (yellowish green)	0% (3)						0% (3)
colored paper (yellow)	36% (14)						36% (14)
live male		100% (12)	100% (2)				100% (14)
live female			100% (10)				100% (10)

( ) indicates the number of trials.
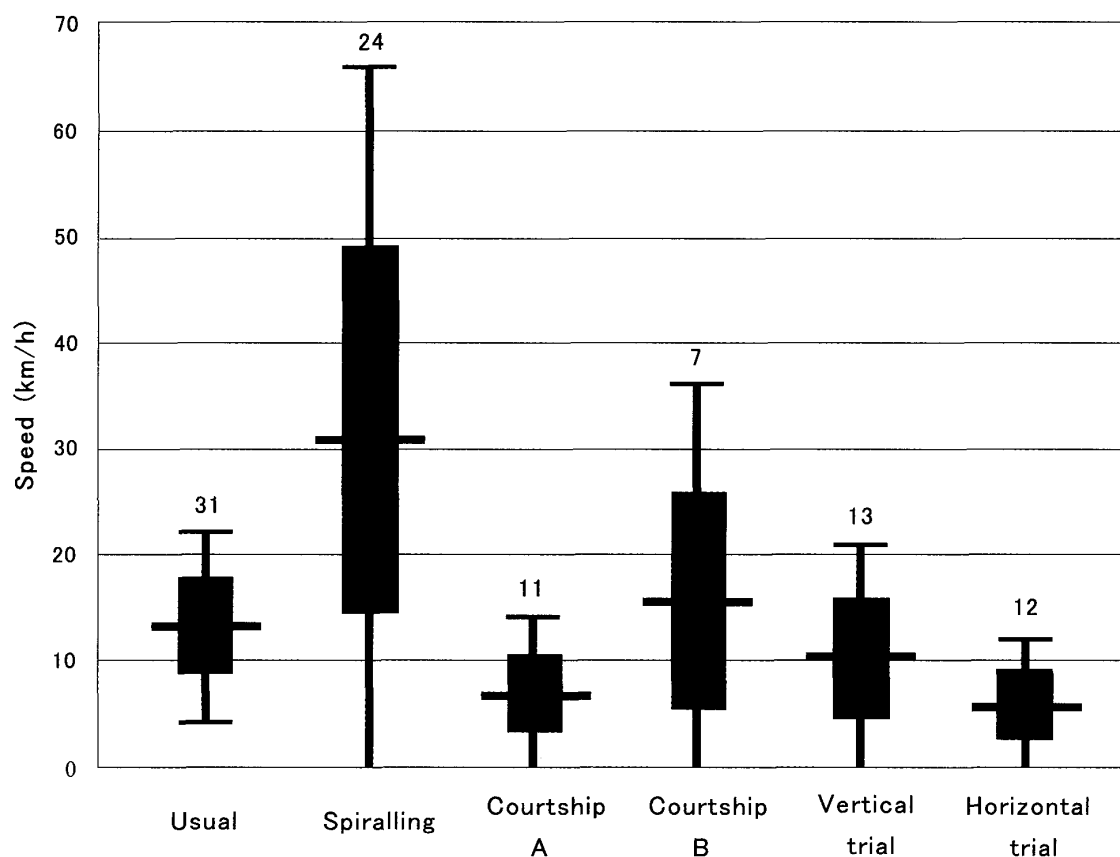
Fig. 12. Flight speed of owners in each flight pattern and in "fishing-pole test" trials. The figure over the upper horizontal bar indicates the number of examples. The upper and lower horizontal bars indicate standard error at the 95% confidence level ($m \pm 2\sigma$), while the shaded area of the rectangle indicates its 68% level ($m \pm \sigma$). The long and thick horizontal bar in the middle indicates the average speed of each flight pattern.

にも縄張りが存在することを主張した．

縄張りの存否に関して最も大切なポイントは，(1) 雌雄の確認がすぐ出来るか (2) 雄とわかって意図的に追い出すかの2点であると考える．上記の最初の論点である縄張りを同じ個体が何日も占有するか否かは縄張り継続時間の差の問題であって，縄張りの存否には直接関係はないと思う．例えば Davies (1978) の観察で初めて縄張り形成が一般的に認められた *Pararge aegeria* の場合でも，Shreeve (1987) の観察では，縄張り内の平均滞在時間は，広葉樹林内で1–6分，針葉樹林内で4–14分であったという．また，Cordero (1997) も *Callophrys xami* の縄張りで159♂をマークして調査した結果，13♂は2個，6♂は3個，2♂は4個の縄張りを形成していたという．今回報告したキタテハ越冬個体群の場合も，コア・エリア形成の有無にかかわらず110♂24♀にマークしたが，別の日に同じ場所で同じ個体がコア・エリアを形成していたのを確認できたのはIa地区以外での1♂のみで，他には再捕獲・再確認が全くなかったことから，日によって移動しながらコア・エリアを形成していた個体がほとんどであったと考えられた．

では，キタテハ越冬個体群の場合について，残りの2つの論点について考えてみたい．

(1)　雌雄の確認がすぐ出来るか

コア・エリア形成雄は相手によって接近後の行動パターンが異なり，相手が同種の雌の場合は求愛飛翔に移ったが，相手が同種の雄の場合は螺旋飛翔に移行した．すなわち，接近後の相手の行動によって，急激な上昇に移るのが雄で，ゆっくりとした水平飛翔に移るのが雌であると判別していたと考えられたことから，雌雄の判別は短時間に行われていたと考えられる．これは，Davies (1978) の *Pararge aegeria* の観察例とも共通する．

(2)　雄とわかって意図的に追い出すか

これは，Noble (1939) のいう“防衛された地域 (any defended area)”に相当するかどうかの重要なポイントでもある．螺旋飛翔が同種の雄かどうかだけを判別するために行われていたのなら，相手が上昇に移行したらそのまま戻ってもよいのだが，その後も急激に上昇し続け，侵入個体が一定の範囲を越えたら，元の場所あるいはその近くに戻ってきたこと，相手が同種の雌の時には螺旋飛翔は全く起こらず求愛行動に移行したこと，他種の個体には螺旋飛翔を行わなかったことから，螺旋飛翔は同種の雄に対する防衛行動であると考えられた．

さらには，螺旋飛翔の速度が雄の縄張り内での通常の飛翔速度に比べて有意に速かったこと，釣り竿実験で垂直に持ち上げ螺旋飛翔を真似してみても螺旋飛翔は起こらず，形成個体の飛翔速度はむしろ求愛飛翔Aの速度に近かったこと (Fig. 13)，また，侵入個体が形成個体のすぐ近くに侵入して螺旋飛翔が行われた時は，それほど速い速度にならなかったが，形成個体から離れた地点に侵入した場合には互いに翅をぶつけ合う音が聞こえるほどで，時間的にも距離的にも激しく長い螺旋飛翔が行われたことから，螺旋飛翔は縄張り防衛行動であると同時に，占有者と侵入者との力関係を探るコンテストとしての手段にもなっていたのではないかと考えられた．それはすなわち，螺旋飛翔は相互に相手が同種の雄であることを前提にしており，両者に強い占有意識があり，その差が少ない場合にエスカレートし，この行動特有の急激な飛翔スピードをもたらしていたと考えられるからである．

Rosenberg & Enquist (1991) も *Limenitis weidemeyerii* の縄張りで，コンテストとしての螺旋飛翔に占有者は90%で勝ち，より大きな雄が防衛と乗っ取りに成功したが，この螺旋飛翔の間に占有者と侵入者が相対的な強さを査定しているのではないかと述べた．さらに，螺旋飛翔を超えてエスカレートすることが数例あり，3例では他個体の翅を打ち付けるのがみられ平均35.3秒も続いたという．Lederhouse *et al*. (1992) も *Anartia jatrophae* の縄張り内での同種雄との干渉行動の時間は平均38秒で，他の昆虫とのものより3倍長かったことを指摘した．

以上の点から，今回のキタテハ越冬個体群の場合，雌雄の判断は接近後の相手の反応によって短時間に行われており，相手が雌の場合は求愛行動に移行しコア・エリアを放棄することも辞さないが，相手が雄の場合には一定の範囲から追い出し，一定の範囲を越えると戻ったと判断された．その戻ってきた範囲は，コア・エリアより1.6倍から3.4倍大きかった．すなわち，コア・エリアよりも広い範囲の外側に侵入雄が移動したのを確認してから戻って来たと判断された．そして，螺旋飛翔の起こった

位置はコア・エリアの範囲かそれに近い範囲であったことから，コア・エリアの範囲を防衛しようとしたと考えられる．つまり，本種のコア・エリアは Noble (1939) のいう "防衛された地域 (any defended area)" に相当し，Fitzpatrick & Wellington (1983) のいう条件にもあてはまることから，それは縄張りであったと考えられる．

前述の結果に加え，1990 年と 1991 年には Ia 地区でも午前 10 時 30 分あるいは 11 時から観察を開始したが，12 時以前には縄張りは形成されなかったこと，1992 年以降の他地区，1995 年以降の午前・午後の調査でも，縄張り形成は一部の場所の一部の個体に限られ，午後の 12 時から 15 時 30 分の間だけに見られたことから，Ia 地区のような特定の環境で，12 時から 15 時 30 分までの時間帯に縄張りが形成され，その定着性は 13 時から 14 時 30 分の間をピークにした山型の変化を示していたと考えられた．また，時期的には 3 月下旬には定着性は弱く，4 月上旬から強くなり 5 月上旬にかけて更に定着性が強くなっていたと考えられる．

そして，年が変わっても，個体が変わっても，3 月から 5 月という特定の時期の 12 時から 15 時 30 分という特定の時間帯に，晴れた日の林縁の日溜まりという特定の環境で縄張りが形成されていたことから，本種の越冬個体群が縄張り形成機能をもつこと，すなわち縄張り制 (territorialism) が存在すると考えられる．ここでは，種内機構としての縄張り制 (territorialism) を，縄張りを形成しようとする個体の性質を示すと考えられる縄張り性 (territoriality) から区別したい．

b. 配偶戦法としての縄張り制

次に，キタテハ越冬個体群の縄張り制 (territorialism) の機能について考えてみたい．動物の縄張りの機能としては，A 型から F 型まで分類されているが (Nice, 1941; Wilson, 1975; 伊藤，1980)，このうち，蝶類の縄張りの機能としては，D 型の求愛と交尾のための防衛地域と考えられているものがほとんどで (Shields, 1967; 関，1971; Baker, 1972; 渡辺，1977; Davies, 1978; Bitzer & Shaw, 1983; 渡辺，1988; Cordero & Soberón, 1990; 関，1991; Rosenberg & Enquist, 1991; Rutowski, 1991; Alcock, 1994; Cordero, 1997; Rutowski *et al*., 1996; Van Dyck *et al*., 1997)，大部分は配偶行動を行う場所 (mating station) として機能していると考えられている．

キタテハの縄張り内でも，相手が同種の雌の場合のみに求愛飛翔 A・求愛飛翔 B と呼んだ 2 種の求愛飛翔と，求愛姿勢 (courtship posture) と呼んだ求愛行動が観察された．この一連の行動を求愛行動と考えたのは，この行動の相手が，同種の雌に限られていたこと，通常の行動とは全く異なる特別な行動であったことに加えて，今回の調査地以外で求愛姿勢の後腹端を曲げて数回交尾を試みた例が観察された (早見，2000) からである．同じタテハチョウ科アカタテハ族 (福田ほか，1983) のタテハモドキの場合も，縄張り内でこれによく似た求愛姿勢が見られ，その後交尾に至ったという (関，1971, 1991)．また，同族のクジャクチョウの縄張り内で観察された求愛姿勢と考えられる行動 (渡辺，1977) とも酷似していることから，アカタテハ族に共通した求愛姿勢である可能性もある．

さらには，求愛飛翔で雌を追っていった雄はすぐには縄張りに戻ってこなかったこと，求愛飛翔で縄張りから大きく離れ求愛姿勢を示したが雌に拒否され再び縄張りに戻った雄が観察されたこと，縄張り内での占有雄の行動が静止と飛翔がほとんどで吸蜜行動が全くみられなかったこと，釣り竿実験で臭いが全くない人工モデルに対しても雌雄を確認しようとしたと考えられる反応が見られたこと，釣り竿実験でモデルを水平・垂直に動かした時の反応速度が求愛飛翔 A とほとんど同じであったこと (Fig. 13) から，キタテハ越冬個体群の場合も，雌と遭遇するための配偶戦法 (mate-locating tactics) の一つとして縄張り制を維持していたものと判断される．

ここで配偶戦法 (mate-locating tactics) という語を使ったのは，最近，蝶類においても同じ種個体群内に複数の異なる配偶戦略 (mate-locating strategy) あるいは配偶戦法 (mate-locating tactics) をとる種があることが確認されてきているからである．Davies (1978) によると，*Pararge aegeria* の場合，晴れた日には日溜まりができるので雄はそこで perching して縄張り行動を示すが，曇りの日にはすべての雄は patrolling を行い，spiral flight を行わなかったという．また，Rutowski (1991) によると，Wickman (1988) は *Lasiommata megara* の雄は頂上で perching から patrolling に切り替えられること，低温で日射が弱く風速が大きい時に最も perching しやすいことを発見したという．更に，Shreeve (1992) は，英国の蝶類 45 種の配偶行動をまとめた表の中で，縄張り行動が確認された 16 種中，探雌行動として perch と patrol の両方をとるものが 7 種あり，その他の 9 種も perch を行い，patrol を行

う可能性も示唆した．また，Van Dyck *et al*. (1997) も *Pararge aegeria* の場合，個体の体色や体長の違いによって perching しながらの縄張り防衛と patrolling という異なる配偶戦略 (mate-locating strategy) をとっていたという．Rutowski *et al*. (1997) も *Libythena bachmanii* の雄が perching (闘争行動がみられなかったので縄張りではないと考えたが) と patrolling の両方を行うことを報告した．

配偶戦法 (mate-locating tactics) という語を初めて蝶類の個体群に適用したのは Alcock (1994) と思われる．彼は *Chlosyne californica* の個体群で，頂上占有性の雄の個体数は 8 時から 13 時にかけて減少するのに，patrolling する雄は 8 時から 13 時にかけて増加すること，マークした頂上占有中の 60 ♂の内 5 ♂が当日あるいは後日 patrolling を，マークした patrolling 中の 62 ♂の内 2 ♂が翌日に頂上占有性を示したこと等から，(1) 頂上部における縄張り防衛と，(2) 斜面と波打ち際における非占有 patrolling の 2 つ異なる配偶戦法が共存していると考えた．時期や時間・場所によって異なる配偶方法をとったとしても，同一種個体群に属するほとんどの個体が同じ時期や同じ時間に同じ配偶方法をとる場合それは配偶戦略と解釈されるが，同じ時期や同じ時間に個体群の部分毎にいくつかの異なった配偶方法をとる場合は，それぞれは配偶戦法と考えられる．キタテハ越冬個体群の場合も，時期・時間・場所・個体によって縄張り形成と patrolling という異なる 2 つの配偶戦法を選択していたと考えられる結果を得ているが，これについては，改めて報告したい．

謝　辞

本論文の執筆に際して，終始激励して頂き有益なアドバイスを頂いた東京農工大学教授丸山直樹博士，原稿に目を通して頂き適切なコメントを頂いた日本鱗翅学会会長高橋真弓先生，用語について御教示頂いた名古屋大学名誉教授伊藤嘉昭博士，文献の入手でお世話になった九州大学大学院名誉教授三枝豊平博士，岐阜県立森林文化アカデミー (元自然環境研究センター研究員) 中村康弘氏，山梨県環境科学研究所研究員北原正彦氏，John Alcock, Risa H. Rosenberg, Ronald L. Rutowski, Robert C. Lederhouse, Carlos R. Cordero の各氏，日頃から文献の別刷りを送っていただきアドバイスと励ましを頂いている R. L. H. Dennis 博士に深謝したい．

引用文献

Alcock, J., 1994. Alternative mate-locating tactics in *Chlosyne californica* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Ethology* **97**: 103–118.

Baker, R. R., 1972. Territorial behaviour of the nymphalid butterflies, *Aglais urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). *J. Anim. Ecol.* **41**: 453–469.

Benson, W. W., Haddad, C. F. B. & M. Zikan, 1989. Territorial behavior and dominance in some heliconine butterflies (Nymphalidae). *J. Lepid. Soc.* **43**: 33–49.

Bitzer, R. J. & K. C. Shaw, 1983. Territorial behavior of *Nymphalis anotiopa* and *Polygonia comma* (Nymphalidae). *J. Lepid. Soc.* **37**: 1–13.

————, 1995. Territorial behavior of the Red Admiral, *Vanessa atalanta* (Lepidoptera: Nymphalidae). I. The role of climatic factors and early interaction frequency on territorial start time. *J. Insect Behav.* **8**: 47–66.

Burt, W. H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal.* **24**: 346–352.

Cordero, C., 1997. Why do some male *Callophrys xami* (Lycaenidae) shift their territories? *J. Lepid. Soc.* **51**: 295–303.

Cordero, R. C. & J. Soberŏn, 1990. Non-resource based territoriality in males of the butterfly *Xamia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). *J. Insect Behav.* **3**: 719–732.

Davies, N. B., 1978. Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): The resident always wins. *Anim. Behav.* **26**: 138–147.

Dice, L. R. & P. J. Clark, 1952. The statistical concept of home range as applied to the recapture radius of the deermouse (*Peromyscus*). *Contrib. Lab. vertebr. Zool. Univ. Mich.* (62): 1–5.

Fitzpatrick, S. M. & W. G. Wellington, 1983. Insect territoriality. *Can. J. Zool.* **61**: 471–486.

藤井　恒，1982. ミドリシジミ族 (Tribe Theclini) 成虫の行動. やどりが (107/108): 1–37.

福田晴夫，1962. タテハモドキの成虫の“縄張り”について. *Satsuma* (10): 70–86.

福田晴夫・浜栄一・葛谷　健・高橋　昭・高橋真弓・田中　蕃・田中　洋・若林守男・渡辺康之 (1983). タテハチョウ科・テングチョウ科. 原色日本蝶類生態図鑑 **2**: xxii, 65–325, pls 1–64. 保育社, 大阪.
Goin, O. B. & C. J. Goin, 1962. *Introduction to Herpetology*. 341 pp. W. H. Freeman, San Fransisco.
早見正一, 2000. キタテハの配偶行動. 山梨の昆虫 (44): 1171–1173.
平井剛夫, 1964. クロコノマチョウ夏型成虫の行動. *Fortunei* (3): 14–18.
伊藤嘉昭ほか, 1980. 動物の個体群と群集. 東海大学出版会, 東京.
国立天文台 (編), 1997. 理科年表 CD-ROM 97. 丸善, 東京.
Lederhouse, R. C., 1982. Territorial defence and lek behavior of the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **10**: 109–118.
Lederhouse, R. C., Codella, S. G., Grossmueller, D. W. & A. D. Maccarone, 1992. Host plant-based territoriality in the white peacock butterfly, *Anartia jatrophae* (Lepidoptera: Nymphalidae). *J. Insect Behav.* **5**: 721–728.
中尾健一郎, 1965. ヤクシマルリシジミの縄張り行動. *Satsuma* (14): 135–137.
中西元男, 1975. アカタテハの"縄張り"行動に関する断片的な観察. ひらくら **19**: 18–20.
Nice, M. M., 1941. The role of territory in birds life. *Am. Midl. Nat.* **26**: 441–487.
Noble, G. K., 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk* **56**: 263–273.
Rosenberg, R. H., 1989. Behavior of the territorial species *Limenitis weidemeyerii* (Nymphalidae) within temporary feeding areas. *J. Lepid. Soc.* **43**: 102–107.
Rosenberg, R. H. & M. Enquist, 1991. Contest behaviour in Weidemeyer's admiral butterfly *Limenitis weidemeyerii* (Nymphalidae): the effect of size and residency. *Anim. Behav.* **42**: 805–811.
Rutowski, R. L., 1991. The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. *Am. Nat.* **138**: 1121–1139.
Rutowski, R. L., Demlong, M. J. & B. Terkanian, 1996. Seasonal variation in mate-locating activity in the desert hackberry butterfly (*Asterocampa leilia*; Lepidoptera: Nymphalidae). *J. Insect Behav.* **9**: 921–931.
Rutowski, R. L., Terkanian, B. & O. Eitan, 1997. Male mate-locating behavior and yearly population cycle in the Snout butterfly *Libythea bachmanii* (Libytheidae). *J. Lepid. Soc.* **51**: 197–207.
Scott, J. A., 1974*a*. Mate-locating behaviour of butterflies. *Am. Midl. Nat.* **91**: 103–117.
————, 1974*b*. Movement *Precis coenia*, a 'pseudoterritorial' submigrant (Lepidoptera: Nymphalidae). *J. Anim. Ecol.* **44**: 843–850.
関　照信, 1971. 宮崎産タテハモドキの生態学的研究. III. 配偶行動. 蝶と蛾 **22**: 32–37.
————, 1991. タテハモドキの生態ーテリトリーとテリトリアリティー. 昆虫と自然 **26** (9): 20–25.
Seton, E. T., 1909. *Life-histories of northern Animals*: *an Accounts of the Mammals of Manitoba*. Vol. 1. xxx, 673 pp., Vol. 2. xii, 590 pp. Charles Scriber's Sons, New York.
Shields, O., 1967. Hilltopping. *J. Res. Lepid.* **6**: 69–178.
Shreeve, T. G., 1987. The mate-location behaviour of the male speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Ecol. Ent.* **11**: 229–236.
————, 1992. Adult behaviour. *In* Dennis, R. L. H. (Ed.), *The Ecology of Butterflies in Britain*: 22–45. Oxford. London.
Suzuki, Y., 1976. So-called territorial behaviour of the small copper, *Lycaena phlaeas daimio* Seitz (Lepidoptera, Lycaenidae). *Kontyû* **44**: 193–204.
高橋真弓, 1973. キマダラヒカゲ属2種の占有行動における静止位置について. 駿河の昆虫 (81): 2366–2370.
田中　洋, 1967. ルリタテハの縄張り行動の記録. 鹿児島県の蝶の生活: 247.
田下昌志, 1991. アオバセセリ成虫の山頂占有行動について. 蝶と蛾 **42**: 143–161.
Tinbergen N., 1942. 日高敏隆・羽田節子 (訳), 1982. ハイイロジャノメチョウ (*Eumenis* (=*Satyrus*) *semele* L.) の配偶行動. 動物行動学 **5**: 187–234. 平凡社, 東京.
Van Dyck, H., Mattsen, E. & A. A. Dhondt, 1997. Mate-locating strategies are related to relative body length and wing colour in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. *Ecol. Ent.* **22**: 116–120.
渡辺通人, 1977. 蝶類の個体群構造に関する研究. 1. クジャクチョウ・キタテハ・ルリタテハの3種における縄張りの構造と機能. 蝶と蛾 **28**: 89–108.
————, 1988. 蝶類の成虫の縄張りについて. 日本鱗翅学会特別報告 (6): 273–299.
Wellington, C. M., 1974. A special light to steer by. *Nat. Hist.* **83** (10): 46–53.

Wickman, P. O., 1988. Dynamics of mate-searching behaviour in a hilltopping butterfly, *Lasimmata megera* (L.): the effects of weather and male density. *Zool. J. Linn. Soc.* **93**: 357–377.
Wilson, E. O., 1975. *Sociobiology*: *The new Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.

Summary

I have surveyed the overwintering population of *Polygonia c-aureum* (Lepidoptera: Nymphalidae) in an urban open area surrounded by broad-leaved forest, pine forest and mulberry fields at Akeno, Yamanashi, situated in Central Japan (Figs 1 & 2). Studies have been made in the period from 1988 to 1994 (80 hour 32 minutes; Table 1). The owner of each core area was individually distinguished by the pattern of wings or the marks (numbered or dotted with colour paint).

All 41 owners (staying over five minutes) of the core areas were males. The owner showed four patterns of behaviour to the intruders (Fig. 5, Table 2), I: spiralling to the male of the same species, II: courtship behaviours to the female of the same species (Fig. 6), III: short chase and IV: disregard of individuals of the other species.

The outermost area connected with the one minute interval activity loci was treated as the "core area" (Fig. 7), while the one connected with the returned points after chasing was 1.6 to 3.4 times broader than the core area (Figs 8 & 9).

Based on hourly or daily changes of the numbers of owners, the frequency of spiralling and the degree of fixation to the core area varied in a steep curve with the peak on 13 : 00–14 : 30 (Fig. 10). And it also varied seasonally, weak in late March and then becoming stronger from early April to early May. In relation to the latter, seasonal changes in the size of the core area (30–181 m^2) and average holding times (10–31 minutes) were observed (Fig. 11).

Spiralling speed was significantly faster than the usual flight speed in the core area ($T_0=5.6$, $v=53$, $P<0.001$). The speed of courtship flight A was significantly slower ($T_0=4.2$, $v=40$, $P<0.001$) than the usual flight speed, which was not significantly different from courtship flight B (Fig. 12). In a "fishing-pole test" the owners showed short chase responce to some artificial models (Fig. 3, Table 3). In vertical trials the owners' flight speed was similar to the speed of courtship flight B, while in horizontal trials it was very similar to the speed of courtship flight A ($T_0=0.7$, $v=21$, $0.4<P<0.5$; Fig. 12).

I consider that the core areas were defended on the basis of the following points: (1) the owner would be able to distinguish the male or female of the same species by the flight pattern. Vertical rapid flight indicates male and horizontal slow flight indicates female. (2) Spiralling within the males of the same species is defending behaviour by owners, and possibly contest flight between the owners and the intruders. So the defended core area is considered as "territory" (any defended area; Noble, 1939).

In hybernated adult males of *Polygonia c-aureum* territorialism is evidently recognizable, at least, in the period of the sunny day (12 : 00–15 : 30) in one season (late March to early May) and in one environment (sunlit forest edge). Since in the territories courtship behaviours were often observed without feeding, the territorialism of this species would act as one of the mate-locating tactics.

(Accepted October 23, 2001)

Published by the Lepidopterological Society of Japan,
5-20, Motoyokoyama 2, Hachioji, Tokyo, 192-0063 Japan